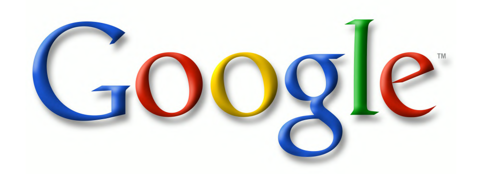
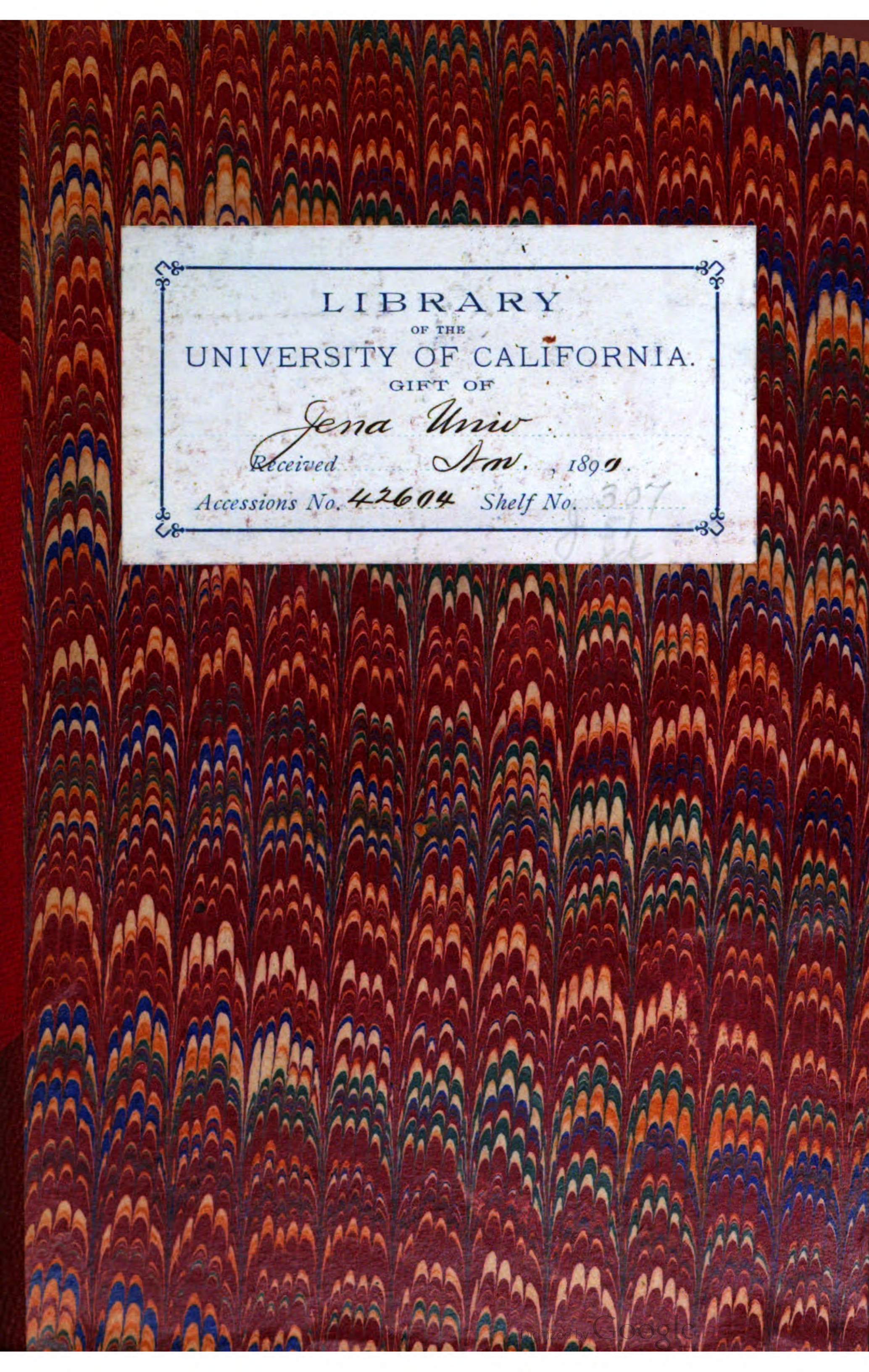

Google


LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA.
GIFT OF
Jena Univ
Received Nov. , 1890.
Accessions No. 42604 Shelf No.



no. 1

Beitrag

zur

Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen.

Inaugural-Dissertation

der

philosophischen Fakultät der Universität Jena

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Rudolf Aderhold

aus Frankenhausen a/Kyffh.



Jena,

Gustav Fischer.

1888.



Die nachstehenden Untersuchungen beabsichtigen einige widersprechende Ansichten zu entscheiden, welche über das Verhalten einiger niederer Organismen gegen verschiedene richtende Kräfte neuerdings in der Litteratur aufgetaucht sind. Einesteils handelt es sich um Prüfung des Vorhandenseins oder Fehlens von Geotaxie[1]) bei Flagellaten und Oscillarien, andererseits um die Frage nach dem Einflusse, welchen äußere Agentien, vor allem das Licht, auf die Bewegung der Desmidiaceen ausüben.

Euglena viridis.

E. Stahl hatte in seiner Arbeit, „Zur Biologie der Myxomyceten"[2]) einige Experimente mit Euglena und Oscillarien angeführt, welche die Einwirkung der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung dieser Organismen prüfen sollten. Sie ließen ihn zu dem Resultate gelangen, daß beiderlei Organismen geotaktische Eigen-

---

1) Ich nehme diesen von F. Schwarz in der gleich zu besprechenden Arbeit vorgeschlagenen Ausdruck an, da er die Analogie der hier zu betrachtenden Erscheinungen mit den von Strasburger als Phototaxie bezeichneten hervortreten lässt, werde jedoch aus naheliegenden Gründen von negativer Geotaxie sowie unten bei den Desmidiaceen von positiver und negativer Phototaxie reden.

Die Untersuchungen Wortmann's (Zur Kenntnis der Reizbewegungen, Bot. Ztg. 1887 Nr. 48—51) kamen wir erst zur Kenntnis als die vorliegende Arbeit behufs Druckes an die Verlagsbuchhandlung abgegeben war. Es würde sonst von den hier gewählten Bezeichnungen abgesehn worden sein (cf. l. c. pg. 842). So mögen sie, da sie für die Sache an sich bedeutungslos sind, stehen bleiben.

2) Bot. Zeitg. 1880. Nr. 10—12.

schaften abgehen und ließen ihn die Vermutung aussprechen, daß solche niederen Organismen überhaupt fehlen möchten.

Ungefähr zu gleicher Zeit erschien in den Sitzungsberichten der deutschen botanischen Gesellschaft Bd. II, Heft 2 eine Arbeit von F. Schwarz: „Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena“, welche gerade diese von E. Stahl nur berührte Frage behandelte und mit Euglena und Chlamydomonas zu den Stahl'schen Beobachtungen entgegengesetzten Resultaten führte. Da diese letzte Arbeit in ihren Methoden jedoch nicht vollkommen einwandsfrei erscheint, wie wir gleich sehen werden, war eine Neuprüfung der Frage erforderlich, die von mir zunächst nur an Euglena viridis durchgeführt werden sollte.

F. Schwarz geht von der Thatsache aus, daß in den Sand vergrabene Euglenen und Chlamydomonaden unter normalen Umständen stets wieder an der Oberfläche erscheinen. Dadurch wird er veranlaßt, seine Versuche, welche ihn schließlich zu dem allgemeinen Resultate, daß Euglena negativ geotaktisch sei, führen sollten, in der Weise anzustellen, dass er Algen (es sei diese Bezeichnung erlaubt) in Sand mengt und durch geeignete Experimente ihr Verhalten gegen Schwerkraft, Sauerstoff etc. prüft.

So schön nun dadurch die in der Natur gebotenen Bedingungen beim Versuche realisiert sind, so wenig erscheint mir jedoch diese Methode für Erlangung allgemeiner Resultate empfehlenswert, weil die dabei obwaltenden Verhältnisse zu schwer kontrolliert werden können. Denn es läßt sich weder feststellen, ob und in welcher Richtung im Sande Strömungen stattfinden, noch kann man mit Sicherheit die Anwesenheit kleinerer oder größerer Lufträume im Versuchsmedium verhüten, zumal ja der Sand, wie Schwarz selbst angiebt, am leichtesten für die Experimente verwendbar ist und zu Rotationsversuchen eigentlich nur gebraucht werden kann, wenn er nur mäßig feucht gemacht wird. Es wäre also, um mit dieser Methode vollkommen überzeugende Resultate zu erhalten, neben den andern von Schwarz aufgezählten und ausgeschlossenen Kräften, wenigstens voll und ganz durch besondere Versuchsanstellungen die Bedeutungslosigkeit dieser beiden, doch anderwärts als Reiz auslösend bekannten, Agentien zu beweisen gewesen. Das ist aber durch F. Schwarz nicht geschehen.

Denn was zunächst die das Verhalten der Algen eventuell mitbedingende Erscheinung des Rheotropismus betrifft, so hat Schwarz dieselbe nur so weit geprüft, als sie bei seinen Ver-

suchen seiner Meinung nach inbetracht kommen kann. Er denkt hierbei nur an Strömungen, welche infolge von Wasserverdunstung an der Oberfläche und Neuersatz desselben aus tieferen Sandschichten entstehen können, sucht diese durch eine darüber stehende Wasserschicht zu vermeiden und meint nun die Wirkungslosigkeit von Strömungen bei seinen Experimenten erwiesen zu haben, wenn er in einem ferneren Versuche darthut, daß bei Zutritt der Luft von unten und zugleich also entgegengesetzter Richtung des Verdunstungsstromes die Algen sich doch am oberen Ende des Reagenzglases ansammeln. Dieser Schluß würde berechtigt sein, wenn überhaupt keine andern als jene Strömungen denkbar wären. Doch mache ich darauf aufmerksam, daß Cirkulationsbewegungen des Wassers im Sande möglichenfalls auch durch Koncentrationsunterschiede der Lösung, durch ungleiche Erwärmung — wobei mir die SACHS'schen Ölemulsionsversuche vorschweben — durch fortgesetztes Zusammensickern des Sandes etc. entstehen können, die leider alle unkontrollierbar sind. Es war demnach nicht ausgeschlossen, daß bei den SCHWARZ'schen Experimenten Strömungen mit im Spiele gewesen waren.

Wenn ich dazu die Versuche STAHL's [1]) bedachte, bei welchen Euglenen in Gelatine eingeschlossen und deshalb Strömungen möglichst vermieden waren, und sah, daß beide Autoren bezüglich der Geotaxie der Euglena zu entgegengesetzten Resultaten gelangt waren, so erschien mir schon allein wegen der unvollkommenen Berücksichtigung der Wasserströmungen von Seiten SCHWARZ's eine Neuprüfung des Verhaltens der Algen erforderlich.

Doch hatte SCHWARZ meines Erachtens nach auch der Wirkung einseitigen Luftzutrittes zu wenig Beachtung geschenkt. Sie hätte gerade gründlich ausgeschlossen werden müssen, da bei den für sein Resultat ja schließlich wichtigsten Rotationsversuchen mit einer einzigen, aber wieder Strömungen zulassenden Ausnahme, die Öffnung der Versuchsgläser stets nach dem Rotationscentrum gerichtet war, und die Centrifugalkraft also stets in gleichem Sinne reizend wirkte, wie der einseitige Luftzutritt. Daß aber meine Zweifel am genügenden Ausschluß der Mitwirkung dieses Faktors nicht unberechtigt waren, wird aus dem Folgenden erhellen, so daß ein weiteres Eingehen auf die diesbezüglichen SCHWARZ'schen Versuche hier nicht nötig ist.

---

1) L. c.

In Anbetracht des Gesagten legte ich mir ganz unabhängig von jener Thatsache des Herauskriechens der Algen aus dem Schlamme folgende Fragen vor: 1) Wirkt auf Euglena ein konstanter Wasserstrom als Reiz? (Rheotropismus). 2) Wird ihre Bewegungsrichtung beeinflußt durch einseitigen Luftzutritt? (Aërotropismus) und 3) wirkt die Schwerkraft richtend auf ihre Bewegung? (Geotaxie).

1) Einfluß der Wasserströmung: Es ist wohl selbstverständlich, daß bei den folgenden Versuchen nur Strömungen von solcher Stärke zur Verwendung kamen, daß sie eventuell als Reiz auf die Algen wirken und nicht etwa die letzteren passiv mitreißen konnten, und daß auf letzteres Moment immer sorgfältig geachtet wurde. Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt:

Zahlreiche Algen waren auf kleine, markierte Flecke auf Streifen feuchten Fließpapieres gebracht, welch' letztere mit dem einen Ende in Wasser tauchend entweder senkrecht aufgehängt oder über wagrechte resp. wenig geneigte Flächen gelegt waren, wobei im ersten Falle bald das obere, bald das untere Ende des Papierstreifens im Wasser hing. Die Streifen wurden von sehr verschiedener Länge hergestellt und auf verschieden stark geneigte Flächen gebracht, wodurch die Schnelligkeit des durch sie hindurchgehenden Stromes etwas modificiert werden konnte. Auf die Streifen wurden Körnchen im Wasser löslicher Farbstoffe gelegt, deren Lösung, sich mit dem Strome verbreitend, Richtung und Schnelligkeit des letzteren angab. Die Versuche wurden, wie alle später angeführten im Dunkeln angestellt.

Bei wagrechter Lage der Streifen breiteten sich die Euglenen nach allen Seiten hin gleichmäßig aus; auch auf den senkrecht hängenden konnte keine vornehmliche Bewegungsrichtung konstatiert werden, da die Algen, obgleich immer frisches Material benutzt wurde, bei diesen Versuchen immer sehr schnell in den Ruhezustand übergingen oder wenigstens nur noch Metabolie zeigten. Doch wurde durch viermalige Wiederholung der Experimente mit Sicherheit bewiesen, daß keine Beziehung zwischen Stromrichtung und Bewegungsrichtung der Algen besteht. Um dem Einwande zu begegnen, die hier angewandten Strömungen möchten zu geringe Intensität besitzen, brachte ich kleine markierte Euglenaflecken auf mit Wasser durchtränkte, glatte Brettchen, über welche fast wagrecht ein ganz schwacher Strom aus einer in eine feine Spitze

ausgezogenen Glasröhre geleitet wurde. Auch hierbei erhielt ich dasselbe negative Resultat.

Es wäre schließlich noch denkbar gewesen, daß bei Mangel an Sauerstoff die Algen eine Veränderung ihres Verhaltens zeigen möchten, daß man es also vielleicht mit einem Analogon zu der von STRASBURGER [1]) bei mangelhafter Durchlüftung der Präparate an Schwärmsporen beobachteten Umkehrung der Lichtstimmung oder mit einem Analogon zu den STAHL'schen Entdeckungen des Verhaltens der Rhizome [2]) zu thun habe. Obgleich ja diese Annahme von vornherein sehr unwahrscheinlich war, glaubte ich doch darauf eingehen zu müssen, da vielleicht das Vergraben im Sande, wie es in den SCHWARZ'schen Experimenten herbeigeführt war und auch in der Natur wohl häufig vorkommt, gerade die Bedingungen eines sauerstoffarmen Raumes darbietet. Ich brachte deshalb den oben beschriebenen ganz gleiche Versuchsanstellungen unter die Luftpumpe und evakuierte dieselbe mehr oder weniger. Es konnte auch hier, obgleich die Algen die Behandlung ganz gut vertrugen, keine Spur von Rheotropismus konstatiert werden, und es war somit erwiesen, daß solcher bei Euglena unter keiner Bedingung existiert. Es brauchte deshalb im folgenden auf Strömungen, soweit sie nicht einfach die Algen mit sich rissen, keine Rücksicht genommen zu werden.

2) Reaktion gegen einseitigen Sauerstoffzutritt: F. SCHWARZ stellte zum Ausschluß der Mitwirkung dieses Faktors ein einziges direktes Experiment an. Er füllte nämlich beiderseits offene Glasröhren mit Euglena-haltigem Wasser und schloß darauf die eine Seite mittelst Kautschukschlauches und Quetschhahnes ab. Er fand, daß gleichgültig, ob die freie Fläche solcher Röhren nach oben oder nach unten gerichtet war, die Algen sich stets am oberen Ende der Röhren ansammelten. Ich wiederholte diesen Versuch mit der Abänderung, daß ich anstatt des hier genannten Verschlussmittels flüssiges Wachs oder bei schwachen Kapillarröhren, in denen der Wasserfaden vermöge der Kapillarwirkung festgehalten wurde, gefärbtes Öl benutzte — welche Abänderungen mir den Vorteil zu haben scheinen, daß man sich leichter über-

---

1) E. STRASBURGER, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen, pg. 63.

2) E. STAHL, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1884).

zeugen kann, ob an diesem verschlossenen Ende auch wirklich keine Luftblase zurückgeblieben ist. So präparierte Glasröhren brachte ich in die Dunkelkammer und zwar so, daß einige mit der freien Fläche nach oben resp. nach unten aufgehängt, andere horizontal gelegt wurden. Schon nach einigen Stunden fand ich in jeder Röhre eine grosse Anzahl Euglenen an dem mit der Luft in Berührung stehenden Ende angesammelt. Am darauffolgenden Morgen war diese Ansammlung so vollkommen, daß das Wasser in der Kapillare vollkommen farblos erschien und zwar in sämtlichen Röhrchen bis unter das Wachs resp. Öl. Das war also ein dem SCHWARZ'schen gerade entgegengesetztes Resultat, das zur öfteren Wiederholung mit neuem Materiale Veranlassung gab. Der Erfolg blieb immer derselbe. Ich habe mich jedesmal durch mikroskopische Beobachtung, welche mir durch Anwendung dieser engen Röhrchen möglich war, von der Bewegungsfähigkeit der Algen vor Beginn und nach Beendigung des Experimentes überzeugt.

Ich sehe mich demnach genötigt, anzunehmen, daß F. SCHWARZ sich bei seinen Versuchen getäuscht hat, weil er nicht genügend darauf geachtet hat, ob zwischen Quetschhahn und Kautschukschlauch wirklich keine Luftblase zurückgeblieben war. Dieselbe Täuschungsursache scheint mir auch vorzuliegen in dem Fall, in welchem SCHWARZ in mit Euglena haltendem Sande gefüllten und mit der freien Fläche nach unten gekehrten Glascylindern, die Algen sich an dem oberen geschlossenen Ende des Cylinders ansammeln sah. Als ich nämlich denselben Versuch nachahmte und dasselbe Resultat erhielt, konnte ich konstatieren, daß infolge Zusammensickerns des Sandes sich über demselben eine schwache Wasserschicht und zwischen dieser und dem Boden des Gefäßes eine Luftblase gebildet hatte. Die gleiche, leicht Täuschung veranlassende Erscheinung führt auch schon STRASBURGER[1]) an, und ich möchte hier gerade auf die Übereinstimmung mehrerer Ergebnisse bei Euglena mit den von STRASBURGER an Schwärmsporen gemachten Erfahrungen hinweisen. S. beschreibt nämlich, daß er in luftdicht mit Glas- oder Korkpfropf verschlossenen Gefässen nur dann Ansammlung der Schwärmer unter dem nach oben gekehrten Boden oder dem Korke des Gefäßes erhielt, „wenn gleichzeitig kleine Luftbläschen hier nachzuweisen" waren. Wir werden unten sehen, daß für Euglena das Verhalten ganz gleich ist.

---

1) l. c. pg. 64.

Vorläufig steht nach dem oben Gesagten allein schon fest, daß Euglena im Dunkeln nach der Sauerstoffquelle hinwandert; doch um den Gedanken an die Möglichkeit auszuschließen, daß die Ansammlungen durch die Wirkung von Strömungen in der Weise wie die SACHS'schen Ölemulsionsfiguren entstanden sein möchten, seien auch noch einige andere Versuchsanstellungen erwähnt:

1. Euglena haltendes Wasser war in ein 10 cm langes Reagenzglas gefüllt und dieses unter ebenfalls Euglena-haltigem Wasser umgekehrt, frei über die Wasserfläche ragend aufgehangen worden. Schon am folgenden Tage war das Wasser im Reagenzglase farblos geworden, während die Ränder des Wasserspiegels im Hauptgefäße rings herum von Algenanhäufungen grün erschienen. Wurde jetzt in das Reagenzglas mit der Pipette eine Luftblase gebracht und die Wasseroberfläche des Hauptgefäßes durch Öl abgeschlossen, so sammelten sich alsbald die Algen zum grossen Teile an der Luftblase unter dem Boden des Reagenzglases.

Eine ähnliche Versuchsanstellung wurde mit U-förmig gebogenen Röhren getroffen, in denen bald die eine, bald die andere Schenkelseite durch Öl abgeschlossen wurde.

2. Ein Tropfen Euglena haltendes Wasser wurde unter ein durch Wachsfüßchen gestütztes Deckglas gebracht. Entfernte man hierauf mittelst der Luftpumpe die im Wasser enthaltene Luft und legte das so behandelte Präparat im Dunkeln horizontal, so konnten schon nach wenigen Minuten an allen vier Deckglasrändern grüne Säume von Algen beobachtet werden. Wurden dagegen drei Ränder eines solchen Präparates mit Wachs oder Vaselin luftdicht verkittet, so fand eine Algenansammlung nur an der vierten mit der Luft in Berührung stehenden Seite statt, wodurch zugleich erwiesen war, daß die grünen Säume bei gleichmäßigem Luftzutritt an allen vier Deckglasrändern nicht die Folge gehemmter Bewegung der Algen an der Wassergrenze waren. Dieser Versuch hat den Vorteil, in sehr kurzer Zeit ein augenfälliges Resultat zu liefern. Man kann jedoch auch bei dem vorher erwähnten die Reaktion der Algen durch Auspumpen der Luft aus dem Versuchswasser beschleunigen.

Diese Experimente mögen genügen, um jeden Zweifel an der Richtigkeit meines Resultates zu zerstreuen. Denselben steht jedoch noch ein Versuch von SCHWARZ gegenüber. Dieser Forscher befestigte nämlich Reagenzgläser, die mit Euglena enthaltendem Sande gefüllt waren, an einem sich langsam um eine horizontale Achse drehenden Rotationsapparate und fand, daß, wenn so in

bekannter Weise der Einfluß der Schwerkraft aufgehoben war, die Algen nicht aus dem Sande herauskrochen. Ich kann mir dieses Resultat nicht anders erklären, als daß im Sande so reichlich Luftblasen enthalten gewesen sind, daß das Sauerstoffbedürfnis der Algen hier schon vollkommen befriedigt werden konnte. Um diese Möglichkeit zu illustrieren, brachte ich z. B. eine ca. 1 mm dicke Schicht mäßig feuchten, nicht zu feinen Sandes mit Euglena unter Deckglas und konnte nach wenigen Stunden mit Hilfe des Mikroskops bei auffallendem Lichte konstatieren, wie sich um jede der reichlich im Präparate vorhandenen Luftblasen ein grüner Saum von Algen gebildet hatte. Wenn daher eine Wiederholung des oben genannten Rotationsversuches überhaupt eine maßgebende Bedeutung erlangen sollte, mußte der hier erwähnte Umstand in Betracht gezogen und die darin liegende Fehlerquelle so viel als möglich beseitigt werden. Ich suchte dies dadurch zu erreichen, daß ich möglichst feinen und möglichst durchnäßten Sand verwandte, dessen Herausfallen durch Verbinden der Öffnung mit durchlöchertem Pergamentpapier zu verhindern gesucht wurde. Bei solchen Vorsichtsmaßregeln erhielt ich denn auch sehr deutliche Algenansammlungen an der freien Fläche. Allerdings möchte ich trotzdem auf diesen Versuch weniger Gewicht legen, da mir nur ein Rotationsapparat zur Verfügung stand, der zu einer Umdrehung fast 1 Stunde gebrauchte, so daß die Zeit, in welcher ein Glas nahezu senkrecht steht, schon hinreichen kann, um ein teilweises Herauskriechen der Algen zu veranlassen [1]).

3. Einfluß der Schwerkraft: Es wäre demnach bisher konstatiert worden, daß rheotropische Eigenschaften bei

1) Es wäre schließlich nur noch auf die Engelmann'schen Versuche (Th. W. Engelmann, über Licht und Farbenperception niederster Organismen, Onderzoek. Physiol. Laborat. Utrecht, Derde R. VII. 1882) betreffs der Reaktionsfähigkeit von Euglena gegen Verschiedenheit der partiären Sauerstoffpressung hinzuweisen, die F. Schwarz zu Gunsten seiner Beobachtungen ins Feld führt. Er übersieht dabei, daß jene Experimente bei Lichtzutritt angestellt sind, wobei also die Alge sich selbst Sauerstoff produzieren kann. Es folgt aus ihnen deshalb auch nur, daß Euglena gegen eine höhere partiäre Sauerstoffpressung als die von ihr durch Assimilation im Licht erzeugbare wenig empfindlich ist. Es ist damit durchaus nicht gesagt, dass die Alge auch, sobald sie veranlaßt ist, ihren Sauerstoff von außen zu beziehen, wie das ja im Dunkeln der Fall ist, dann noch unempfindlich ist gegen den verschiedenen Sauerstoffgehalt der einzelnen Schichten, denn eine Unfähigkeit der Unterscheidung schließen auch die Engelmann'schen Versuche nicht aus.

Euglena nicht vorhanden sind, daß bei Strömungen also nur das mechanische Moment in Betracht kommen kann, daß die Alge dagegen auf einseitigen Luftzutritt reagiert. Wenn damit nun auch, wie schon oben hervorgehoben wurde, die Rotationsversuche von SCHWARZ als Beweismittel für das Vorhandensein geotaktischer Eigenschaften im ganzen hinfällig geworden sind, so bleibt doch als Ausnahme der Versuch bestehen, bei welchem beiderseits offene Glasröhren mit Euglena haltendem Sande gefüllt am Centrifugalapparat angebracht waren, und bei welchem sich nur eine Algenansammlung am centralen Ende der radial gerichteten Gläser ergab. Er macht nach den nunmehr feststehenden Erkenntnissen eine Beeinflussung durch die Schwerkraft höchst wahrscheinlich, ja gewiss. Dazu bleibt auch folgender Versuch von SCHWARZ zu Recht bestehen: In Wasser unter Deckglas gebrachte Euglenen sammeln sich im Dunkeln bei Senkrechtstellung des Präparates stets nur am oberen Rande des Deckglases. Diese Angabe fand ich bei beliebiger Wiederholung desselben Experimentes immer bestätigt; und es war somit schon durch die SCHWARZ'schen Versuche nach dem oben durchgeführten sichern Ausschluße etwa mitwirkender Kräfte eine Beeinflussung der Bewegungsrichtung der Euglena durch die Schwerkraft sicher gestellt. Ich suchte jedoch diese Erkenntnis noch fester zu begründen durch folgende Versuche, die hauptsächlich der Möglichkeit der passiven Bewegung durch Strömungen zu begegnen suchten und zugleich den Zweck haben sollten, die Art der Reaktion näher kennen zu lernen.

Als einziger Weg zur Erreichung dieses Zieles blieb die direkte Beobachtung der Euglenen während der geotaktischen Bewegungen übrig. Dieselbe ermöglichte ich folgendermaßen: In kleine Kapillarröhren von $^1/_4$—$^1/_2$ mm Weite wurde durch Saugen an einem Ende ein Euglena haltender Wasserfaden gebracht, der durch Kapillarwirkung bei Senkrechtstellung festgehalten wurde. Derartige Röhrchen befestigte ich abends so, daß sie vertikal standen, auf den Objekttisch eines Mikroskopes mit horizontal gelegtem Tubus und beleuchtete sie mit einer kleinen Gasflamme, deren Licht durch eine Lösung von Kaliumbichromat ging. Es gelang auf diese Weise eine Beleuchtungsstärke und ein Licht zu erzielen, durch welches Euglena nicht mehr phototaktisch gereizt wurde, wie an einem horizontal gelegten Kontrollepräparat konstatiert werden konnte, bei dem aber gerade eine Beobachtung mit schwachen Linsen noch möglich war. Man konnte dabei deutlich sehen,

daß die Algenansammlung, die sich am oberen Ende des Röhrchens ergab, auf einer von den Euglenen ausgehenden aktiven Bewegung beruhte. Sobald das Röhrchen gedreht wurde, kehrte auch jede einzelne Alge sofort um mit ungefähr der gleichen Präzision, mit welcher eine Umkehr bei Änderung des Lichteinfalles beobachtet werden kann. Es drängt sich bei dieser direkten Verfolgung der Bewegung dem Beobachter die unabweisbare Überzeugung auf, daß die Geotaxis vollkommen der Phototaxis an die Seite zu stellen ist, wie durch F. Schwarz es geschehen ist. Von einer passiven Drehung der Euglenen infolge bestimmter Lage des Schwerpunktes am hinteren Ende der langgestreckten Alge kann nicht die Rede sein.

Der Nutzen, welchen die in diesen Untersuchungen dargelegten physiologischen Eigenschaften den Algen gewähren, ist ein offenbarer, und ich glaube, daß er durch das Zusammenwirken beider hier als richtend erkannten Kräfte noch bedeutend erhöht wird. Wenn Euglenen bei starkem Regen oder durch sonstige Ursachen im Freien in den Schlamm vergraben werden, wird ihnen die geotaktische Reizbarkeit in jedem Falle den Weg zeigen, der sie wieder an die Oberfläche führt. Es kann nun aber bei ungleichmäßigen Bodenerhebungen der Fall eintreten, daß der durch den genannten Reiz vorgeschriebene Weg bedeutend länger ist als derjenige, welcher durch den einseitigen Sauerstoffzutritt angegeben wird. Unter solchen Umständen ist also die Euglene instandgesetzt, den kürzesten Weg herauszufinden. Diese Erscheinung zeigt uns folgender auch von Schwarz angestellter Versuch: Streicht man auf die innere Fläche eines Glascylinders eine ca. $^1/_2$ cm dicke Schicht Euglena haltenden Sandes und hält letzteren durch Verschluß des Cylinders feucht, so zeigt sich bereits nach 1 Stunde die ganze Oberfläche des Sandes gleichmäßig grün. Eine reichlichere Ansammlung am oberen Rande, wie sie Schwarz beschreibt, unterblieb in meinen Versuchen in den meisten Fällen vollständig. Die Algen gingen nämlich sehr bald in den Ruhezustand über.

Es scheint mir auf Grund dieser und anderer nicht weiter zu erörternder Beobachtungen, daß die Schwerkraftwirkung nur so lange energisch in den Vordergrund tritt, als der zur Bildung von Ruhezuständen wahrscheinlich reichlichere Sauerstoffbedarf noch nicht gedeckt ist. Damit harmoniert nämlich auch die Beobachtung, daß auf den oben beschriebenen, senkrecht hängenden Fließpapierstreifen kein Emporwandern der Euglenen gesehen wurde,

obgleich immer sehr lebendige Stadien für die Experimente verwandt wurden. Solchen Versuchen entstammt wahrscheinlich auch die Angabe von Schwarz, daß alte Zustände nicht mehr durch die Schwerkraft beeinflußt werden. Denn das Herauskriechen aus dem Sande zeigten nach meinen Versuchen selbst solche Algen, welche bereits in der Bildung von Häuten auf den Kulturgefässen vereinigt waren; nur war die Zeit, die dazu notwendig war, entsprechend der geringeren Bewegungsenergie, bedeutend länger. Es folgte aber aus diesen Versuchen zugleich, daß die Reaktion gegen einseitigen Sauerstoffzutritt erhalten bleibt auch bei Zuständen, bei denen die Schwerkraft nicht mehr reizauslösend wirkt.

Beide zu gleicher Zeit bleiben nach meinen Versuchen auch wirkend bei einer Herabsetzung der Temperatur. Während Schwarz angiebt, daß Euglena und Chlamydomonas bei + 5 — 6° C die Fähigkeit aufwärts zu steigen verlieren, konnte ich im Dezember 1886 konstatieren, daß Euglena noch bei + 3° und selbst bei 0° nach oben geht. Es wurden kleine Kapillaren mit Euglena-haltigem Wasser im Dunkelkasten in schmelzenden Schnee gesteckt. Nachdem sich die Algen je nach der Lage der Röhrchen infolge der Schwerkraft- oder Sauerstoffwirkung an einem Ende angesammelt hatten, wurden die Kapillaren alle senkrecht so in den Schnee gestellt, daß sich die Algen am unteren Ende befanden. Diese bewegten sich alle in kurzer Zeit wieder nach oben und hatten auch bei mehrmaliger Wiederholung der Umkehrung der Röhren ihre Bewegungsfähigkeit und Reizbarkeit nicht verloren. Es darf wohl angenommen werden, daß nach halbtägigem Verweilen im Schnee der schmale Wasserfaden der Capillaren nahezu auf 0° abgekühlt war.

Es hängt dieses von den Schwarz'schen Versuchen abweichende Resultat sicher mit der verschiedenen Temperatur zusammen, bei der die Algen gewachsen waren[1]). Während Schwarz jedenfalls mit Sommermaterial experimentierte, waren meine zu obigen Versuchen gebrauchten Euglenen im Dezember 1886 kurz vor dem Schneefalle im Freien gesammelt worden.

Andere Organismen.

Dieselben Versuche, welche im Vorstehenden für Euglena geschildert sind, wurden durchgeführt mit Chlamydomonas

1) Ähnliches fand ja auch Strasburger für Schwärmsporen l. c.

pulvisculus und Hämatococcus lacustris und zwar gelangten von dem ersteren sowohl die zweiciligen Macrogonidien, als auch die kleinen vierciligen Microgonidien zur Beobachtung. Sie verhielten sich sämtlich in allen Punkten wie Euglena.

Diesen Organismen schließen sich in ihrem Verhalten auch die Schwärmsporen von Ulothrix tenuis Kg an. Sie sind ebenfalls negativ geotaktisch, doch ist die Reizwirkung schon weniger energisch und sicher nur eben ausgeschlüpften Schwärmern inne wohnend. Bei den Versuchen in Kapillarröhrchen fanden sich immer zahlreiche Schwärmsporen, die sich mitten, ja unten an den Wänden festgesetzt hatten. Daß beim Übergang in den Ruhezustand vielleicht Umkehrung der geotaktischen Reizbarkeit eintritt, wie man wohl erwarten könnte, ist ausgeschlossen, da die am oberen Ende angesammelten Schwärmer, falls das Röhrchen nicht umgedreht wurde, auch dort sich festsetzten. Dies geschah selbst im Dunkeln schon nach etwa $1^1/_2$—2 Stunden, in den meisten Fällen sogar schon nach weniger als $^1/_2$ Stde. Wegen dieser ziemlich kurzen Bewegungsdauer ließ sich der Einfluß einseitigen Luftzutrittes weniger sicher feststellen. Doch schließe ich nach meinen Versuchen und nach STRASBURGERS oben erwähnten Angaben auch hier auf ein gleiches Verhalten mit Euglena.

Um größere Mengen der Ulothrix-Schwärmer in meine Kapillaren zu bekommen, verfuhr ich folgendermaßen: Algen, welche übernacht außer Wasser, aber feucht gelegen hatten, wurden am Morgen in Glasröhrchen gebracht, die an einem Ende in eine Kapillare ausgezogen waren. Mit diesem Ende wurde die Röhre nach dem Fenster zu gelegt, und so wanderten die ausgeschlüpften Schwärmer infolge ihrer phototaktischen Eigenschaften in die Kapillare hinein, welche abgebrochen und zu weiteren Experimenten verwandt wurde.

Von farblosen Schwärmern und Flagellaten konnten leider nur zwei gelegentlich zur Untersuchung gezogen werden, nämlich die in alten Kulturen von Euglena oft reichlich vorhandenen Schwärmer von Polyphagus Euglenae und eine vielleicht der Gattung Podo angehörige Form. Beide scheinen vollkommen indifferent gegen die Schwerkraft zu sein. Sie setzen sich nach kurzer Zeit überall an den Wänden fest. Es ist dieses Resultat für den Chytridiaceenschwärmer um so merkwürdiger, als derselbe nach NOWAKOWSKI sich inbezug auf das phototaktische Verhalten an Euglena anschließt.

Ebenso indifferent gegen Schwerkraft, zugleich aber auch indifferent gegen einseitigen Sauerstoffzutritt fand ich die Diatomeen und Oscillarien.

In den Schlamm vergrabene Oscillarien erschienen an allen Wänden des Gefäßes ebenso wie an der freien Fläche. Auf senkrecht hängenden Fließpapierstreifen konnte keine bestimmt vorwaltende Ausbreitung erkannt werden. Ebenso krochen die Organismen unter an 3 Rändern verkittetem Deckglase nach allen Seiten gleichmäßig auseinander. Auch ein Wasserstrom beeinflußte die Bewegungsrichtung nicht.

Von Diatomeen gelangte vor allem eine von mir als Navicula brevis Gun. bestimmte Form zur Beobachtung, die im Frühjahr in den Bächen überall reichlich zu finden ist. Bei ihr lässt sich sehr schön und leicht die von E. Stahl beschriebene Ansammlung am Lichtrande beobachten. Auf hängende Fließpapierstreifen mit oder ohne Wasserstrom gebracht, fand kein Wandern in bestimmter Richtung statt. Auch eine Beeinflussung durch einseitigen Sauerstoffzutritt ist bei den Diatomeen höchst unwahrscheinlich, obschon Engelmann[1]) gefunden hat, daß sie sehr empfindlich gegen die partiäre Pressung desselben sind, und daß die Bewegungen im Dunkeln an das Vorhandensein von Luft geknüpft sind. Unter an drei Rändern verkittetem Deckglase fanden sich Naviculaexemplare im Dunkeln überall gleich reichlich verteilt und nur der Unterschied bestand, daß an der Luftseite die Algen in Bewegung geblieben waren, während an den verkitteten Rändern dieselbe eingestellt worden war.

Es scheint demnach, als ob diesen Organismen, ebenso wie den Oscillarien, falls sie in der Natur durch die Ungunst der Verhältnisse in den Schlamm vergraben werden, kein anderer Fingerzeig für die Bewegungsrichtung zu Gebote steht als das Licht, welches natürlich nur bis in geringe Tiefen in Betracht kommen kann. Damit harmoniert auch die Beobachtung, daß Diatomeen im Dunkeln unvollkommener aus dem Sande herauskriechen als im Lichte. Ganz ähnliche Erscheinungen beobachtete ich gelegentlich der nachfolgenden Untersuchung der Desmidiaceen an einer nicht näher bestimmten Pleurosigmaspecies, die mit den Algen im Licht auf senkrecht in die Kulturen gestellten Objektträgern emporgekrochen war, im Dunkeln dagegen auf isolierten Glasplatten keine vornehmliche Bewegungsrichtung erkennen liess.

1) Licht- und Farbenperception niederer Organismen pg. 237 l. c.

Desmidiaceen.

Eine kurze Litteraturbetrachtung mag zunächst zeigen, welche Fragen veranlassten, die Desmidiaceen in den Kreis dieser Beobachtungen hereinzuziehen.

Im Jahre 1878 hatte E. Stahl in den Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg einen Aufsatz veröffentlicht „über den Einfluß des Lichtes auf die Bewegung der Desmidien", der dann 1880 in der botanischen Zeitung als Anhang zu der Arbeit „Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtuug auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche", mit wenigen Änderungen wieder abgedruckt worden ist. Stahl lehrte in demselben zum erstenmal die bis dahin überhaupt wenig bekannten Bewegungen der Desmidiaceen etwas näher kennen, indem er für Closterium moniliferum nicht nur die Art und Weise der Ortsveränderung beschrieb, sondern auch zugleich nachwies, daß dieselbe in bestimmter Weise durch Stärke und Richtung des Lichtes beeinflußt wird. Er fand nämlich folgendes:

Closterium moniliferum heftet sich mit einem Ende seiner Längsachse dem Substrate an, erhebt dagegen das andere unter bestimmtem Winkel über dasselbe. In dieser Stellung wird das freie Ende verschiedenartig im Raume herumgeführt, bis es schließlich zum Boden geneigt, sich seinerseits festheftet und nun zum Stützpunkt für die Alge dient, während das vorher festsitzende Ende losgerissen und wie das vorige frei herumgeführt wird. Die Alge hat sich damit überschlagen und ist um ihre Körperlänge vom ersten Standpunkte fortgerückt. Durch oftmalige Wiederholung dieses Überschlagens in bestimmter Richtung wird in kurzer Zeit ein ansehnlicher Weg zurückgelegt. Die Alge kann aber eine Fortbewegung auch noch in der Art ermöglichen, daß sie, ohne die Enden zu wechseln, auf dem einmal festgehefteten Ende rutscht.

Das Licht übt nun nach Stahl auf diese Bewegungen einen doppelten Einfluß aus: Es veranlaßt einerseits eine durch die Richtung des Strahlengangs bedingte Einstellung der Achse der Alge, andererseits eine bestimmte Richtung der Fortbewegung der letzteren. Bei schwachem Licht stellt das Closterium seine Längsachse zunächst in Richtung des Strahlenganges, überschlägt sich dann in oben beschriebener Weise, erhebt sich von neuem, führt das freie Ende wieder bis zur bezeichneten Achseneinstellung herum etc. Es nähert sich also der Lichtquelle. Bei starker Be-

leuchtung dagegen stellt die Alge ihre Längsachse senkrecht zum Strahlengange und bewegt sich schließlich in dieser Stellung rutschend vom Lichte weg.

Bei andern Desmidiaceen konnte STAHL direkt mikroskopisch mehr oder weniger nur ein Erheben des einen Endes und bei Pleurotaenium-Arten auch eine durch das Licht bedingte und im gleichen Sinne wie bei Closterium moniliferum dem Strahlengang gegenüber herbeigeführte Einstellung der Achse, nirgends aber eine fortschreitende Bewegung vom oder zum Lichte beobachten. Doch zeigten die an Ausschnitten im übrigen verdunkelter Gefäße bei allen untersuchten Spezies stattfindenden Ansammlungen, daß eine positiv phototaktische [1]) Bewegung stattfindet.

An diese Arbeit anknüpfend legte sich nun G. KLEBS [2]) die Frage vor, ob die Desmidiaceen überhaupt „eine eigne, vom Lichte unabhängige Bewegung besitzen." Er hegt nämlich die Ansicht, daß STAHL in dem Lichte nicht nur einen Regulator der Stellungs- und Bewegungsrichtungen, sondern auch die Ursache der Bewegungen erblickt. Dass die Bewegungen der Desmidiaceen ebenso wie die der Schwärmsporen auch im Dunkeln stattfinden, war STAHL wohl bekannt, nur hatte derselbe diesen Punkt in einer Arbeit, die ausschließlich von den Stellungsänderungen der Chlorophyllkörner, sowie gewisser frei beweglicher Organismen handelte, nicht näher berücksichtigt und den Bewegungsmechanismus der Desmidiaceen, wie auch der Diatomeen und Schwärmsporen auf sich beruhen lassen. Wenn Closterium moniliferum im starken Lichte eine andere Bewegungsart zeigte als im schwachen, so war dies, wenn nicht Zufall, so doch ein uns jetzt weniger interessierender Nebenumstand, mit dessen Hervorhebung auch STAHL jedenfalls keineswegs andeuten wollte, daß die Änderung des äußeren Reizes eine Änderung der Bewegungsart nur deshalb hervorrufen würde, weil der erstere eben die Ursache der Bewegung sei, sondern der Umstand sollte vielmehr seine Erklärung jedenfalls in der bei dieser Bewegungsart zugleich befriedigten Einstellung der Achse und der Ortsveränderung als solcher zu suchen sein.

KLEBS dehnte die Untersuchungen STAHLS, die ja wesentlich nur Closterium moniliferum betrafen, auf zahlreiche Desmidiaceen-

---

1) cf. die Anmerkung pg. 1.

2) G. KLEBS, Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Centralbl. V. Bd. No. 12.

species aus und fand, daß je nach den Species man folgende Formen der Bewegung unabhängig von äußeren Agentien unterscheiden kann:

1) Closterium acerosum, Tetmemorus granulatus etc. zeigen „ein Vorwärtsgleiten auf der Fläche, wobei das eine Ende der „Zelle den Boden berührt, das entgegengesetzte mehr oder minder „davon absteht und während der Bewegung hin und herpendelt."

2) Bei Closterium didymotocum, Pleurotaenium-, Euastrum-, Cosmarium- und Penium-Arten ist vorherrschend „ein Erheben „senkrecht zum Substrat, dann allmähliches Aufsteigen über das-„selbe, währenddessen das freie Ende weite kreisende Schwingungen „vollführt."

3) Bei Closterium moniliferum beobachtet man nach Stahl das beschriebene Überschlagen, welches unterbrochen wird durch Erheben und Kreisen des freien Endes.

4) Die stark gekrümmten Formen, wie Closterium Dianae und Cl. Archerianum zeigen: „ein Erheben in Querstellung, sodaß beide „Enden den Boden berühren, seitliche Bewegungen in dieser Lage, „dann Aufwärtsheben des einen Endes und Kreisen desselben, und „wieder Abwärtssenken zur früheren Querstellung oder vorher zur „ausgestreckten Bodenlage." [1])

„Vor allem ist zu bemerken," fährt Klebs fort, „daß die be-„treffenden Bewegungsformen nicht den genannten Desmidiaceen „ausschließlich eigen, sondern nur besonders charakteristisch für „dieselben sind."

Ermöglicht werden diese Stellungsänderungen, wie Klebs erkannte, durch die Ausscheidung von Gallertfäden, welche, je nachdem sie frei ins Wasser ragen oder dem Substrate anliegen, je nachdem sie konstant von einem oder abwechselnd von beiden Enden der Alge ausgeschieden werden, die eine oder die andere Form der Bewegung bedingen, worauf hier, da es uns weniger interessiert, nicht weiter eingegangen werden kann.

Die für uns wichtigste Frage ist vielmehr die nach der Beeinflussung der Bewegungen durch äußere Agentien. Klebs findet hierauf bezüglich folgendes:

1) Da sich die Desmidiaceen, wie schon bekannt, an Ausschnitten im übrigen verdunkelter Gefäße ansammeln, muß ein Wandern derselben nach der Lichtquelle hin stattfinden.

Direkt mikroskopisch verfolgen, wie Stahl, konnte Klebs

---

1) cf. das im letzten Abschnitte dieser Abhandlung bezüglich dieser Bewegungsarten Gesagte.

dasselbe nicht; er kann deshalb auch nicht angeben, in welcher Weise es vor sich geht.

Die Beobachtung von STAHL, daß die Algen starkes Sonnenlicht fliehen, konnte durch KLEBS an den von ihm untersuchten Formen nicht bestätigt werden; ebensowenig ließ sich bei schwacher oder starker Beleuchtung eine bestimmte Einstellung der Achse der Alge gegenüber dem Strahlengange konstatieren.

Das Licht ist demnach von ziemlich geringer Bedeutung und es ist

2) das von STAHL dem Lichteinfluß zugeschriebene Emporsteigen der Algen an den senkrechten Wänden der Kulturgefäße viel eher auf Rechnung der Einwirkung der Schwerkraft zu stellen.

Die für diese letzte Anschauung erbrachten Beweise will der Verfasser wohl selbst nicht als genügend betrachtet haben. Denn das Emporsteigen der Algen im Dunkeln kann ja auch Folge der gleichmäßigen Ausbreitung über die zu Gebote stehenden Substratflächen sein und die Beobachtung, daß die Lageveränderung einer als Substrat für Exemplare von Cl. acerosum dienenden Glasplatte eine Änderung der Richtung der nach Typ. 1 vor sich gehenden Bewegung der Algen stets in dem Sinne veranlaßte, daß sich letztere in Richtung der Schwerkraft nach oben bewegten, macht eine geotaktische Empfindlichkeit dieser Art zwar in hohem Grade wahrscheinlich, aber doch zumal wegen gleichzeitiger Einwirkung des Lichtes, welches ja hauptsächlich von oben kommt, nicht zur Gewißheit.

3) Endlich fand KLEBS, daß das Emporsteigen der Algen auf Schleimfäden über das Substrat (Typ. 2) unabhängig von Licht und Schwerkraft ist, daß es vielmehr in einem Einflusse des Substrates begründet und den anderwärts als „Substratrichtung" bezeichneten Erscheinungen gleichzustellen ist. Ebenso ist der bei Rutschbewegungen innegehaltene Erhebungswinkel als durch das Substrat bedingter „Eigenwinkel" anzusehen.

Diese Litteraturbetrachtung lehrt uns betreffs der Lichtwirkung folgendes:

STAHL fand, daß Cl. moniliferum gegen das Licht 1) durch eine bestimmte Stellung der Achse und 2) durch eine bestimmte Richtung der Fortbewegung reagiert. Letztere konnte nur bei dieser Species, erstere dagegen auch bei Pleurotaenium-Exemplaren

verfolgt werden. Beide Reaktionen ändern sich in der angegebenen Weise mit Änderung der Beleuchtungsstärke.

Klebs dagegen konnte bei den von ihm untersuchten Species weder die Einstellung der Achse noch eine durch die Lichtwirkung bedingte Fortbewegung der Algen mikroskopisch verfolgen. Er fand nur eine allmähliche Ansammlung an Ausschnitten im übigen verdunkelter Gefässe. Vor allem sah er nie die Desmidiaceen zu starkes Licht fliehen.

Daraus ergaben sich für mich nachstehende Fragen: 1) Lässt sich auch bei anderen Desmidiaceenspecies als Cl. moniliferum die bei schwacher Beleuchtung stattfindende Lichtwärtsbewegung direkt mikroskopisch verfolgen oder nimmt Closterium moniliferum eine exceptionelle Stellung ein? 2) Verursacht die Richtung und Stärke der Beleuchtung bei manchen Desmidiaceen eine bestimmte Stellung der Achse in der von Stahl angegebenen Weise? 3) Giebt es Desmidiaceen, die wie Cl. monilif. nach Stahl, das direkte Sonnenlicht fliehen?

An diese Untersuchung sollte dann auch eine Prüfung der durch Klebs angeregten Fragen nach dem Einfluß der Schwerkraft und des Substrates geknüpft werden, die ja wieder im engen Connex zum ersten Teile dieser Arbeit standen.

Herkunft und Behandlung des Materiales: Da bei den erstgenannten Fragen vielleicht der durch die vorhergehende Behandlung bedingten Eigenheiten des Materials Rechnung zu tragen ist, wird es gut sein, einiges über dessen Herkunft und Behandlung zu sagen.

Ein Teil der untersuchten Desmidiaceen war im Sommer 1886 in einem Teiche auf dem Luftschiff bei Jena gesammelt worden. In großen Kulturgefäßen hatte dieser Algenschlamm den ganzen folgenden Winter über im geheizten Zimmer vor einem Nordfenster gestanden. Im Frühjahr 1887 wurden die Kulturen während der regnerischen Tage des April und Mai vor ein Ostfenster unverdeckt gestellt. Hier entwickelten sich noch während der trüben Tage die ersten Schleimkegel an der Oberfläche des Schlammes. Enthalten waren darin hauptsächlich folgende Formen, die einer näheren Betrachtung unterzogen wurden:

Desmidium Swartzii Ag., D. cylindricum Grév. — Pleurotaenium nodulosum de By, coronatum Rbh. — Closterium striatolum [1]) Ehrb., Cl. moniliferum Ehrb. (sehr große Varietät), Cl.

---

1) Es gleicht die am meisten vorhandene Varietät dieser Species

lineatum Ehrb., Cl. Dianae Ehrb. — Penium Digitus Bréb. — Micrasterias Rotata Ralfs, — Euastrum insignis Hass., Eu. ansatum Ralfs. — Cosmarium Botrytis Menegh., C. Meneghinii Bréb.

Eine zweite in ganz gleicher Weise behandelte Kultur entstammte einem kleinen Wasserbecken im botanischen Garten zu Jena. Sie enthielt anfangs nur Closterium moniliferum Ehrb. Später erschien daneben reichlich ein fast gar nicht gekrümmtes Cl. acerosum Ehrb. Das Closterium moniliferum gehörte einer sehr kleinen Varietät dieser Species an, die im Habitus sehr gut stimmt mit der von Ehrenberg [1]) Tafel V. Nr. XVI. 2 und 3 abgebildeten Form. Diese Varietät war es, welche in der nachfolgenden Arbeit hauptsächlich gemeint ist, wenn von Cl. moniliferum die Rede ist.

Man sieht, daß diese beiden Kulturen, bei denen mir gerade die Behandlung wichtig zu sein scheint, immer schwach beleuchtet, eigentlich nie der direkten Sonne ausgesetzt gewesen sind.

Ferner erhielt ich noch Algenschlamm von Herrn Dr. G. Klebs in Tübingen. Derselbe enthielt namentlich: Tetmemorus granulatus Ralfs, T. Brebissonii Ralfs, sowie Cl. didymotocum Corda. Leider waren gerade diese Algen nur sehr kurze Zeit vor einem Nordfenster in guter Vegetation zu halten, so daß sie wenig verwendet worden sind.

Endlich standen mir noch Desmidiaceen von Freiburg i./Br. zur Verfügung, welche Herr Dr. Klein zu schicken die Güte hatte. Von denselben wurde für die Untersuchung namentlich verwandt: Micrasterias Rotata Ralfs, das nur mit M. truncata gemengt in erstaunlicher Menge in einer Kultur auftrat und eine große Varität von Cl. moniliferum, sowie Staurastrum-Arten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen Herrn, die mir durch Übermittlung von Material behülflich gewesen sind, an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Angefügt mag an diese Betrachtung des Materials noch werden, daß man von der Güte desselben in außerordentlichem Maaße abhängig ist. Für die Untersuchungen sind nur in üppigster Vegetation befindliche Algen überhaupt verwendbar; mit Reserve-

in der Gestalt am meisten der von Klebs „über die Formen einiger Gattungen der Desmidiaceen Ostpreußens“ auf Tf. II Fig. 2 skizzierten Form, doch geht sie nach einer Seite in Cl. turgidum, typicum Klebs nach der andern in Cl. Lunulae über.

1) Ehrenberg, die Infusionstierchen als vollkommene Organismen.

stoffen gefüllt, habe ich sie auch unter den sonst günstigsten Umständen nie energisch, meist gar nicht beweglich gesehen. Ja selbst Material, welches man für das denkbar beste hält, zeigt sich zuweilen in hohem Grade indifferent, und man erhält absolut keine Resultate, während in andern Fällen unter scheinbar ganz gleichen Verhältnissen die Versuche mit überzeugender Klarheit gelingen. Die Ursachen dieses ungleichen Verhaltens sind bis jetzt noch nicht aufgeklärt.

Einfluß des Lichtes: Die erste von uns in betreff des Lichteinflusses zu beantwortende Frage bezieht sich im Grunde nur auf eine weniger wichtige und nur graduelle Verschiedenheit in der von Stahl und Klebs beobachteten Reaktion der Algen. Denn es könnte uns schließlich gleichgültig sein, ob wir die positiv phototaktische Bewegung direkt mikroskopisch verfolgen können oder nicht; es genügt nachgewiesen zu haben, wie das bereits von beiden Autoren für die von ihnen beobachteten Species geschehen ist, daß dieselbe wirklich vorhanden ist. Doch erfordert die Untersuchung des Fehlens oder Vorhandenseins der Achseneinstellung einmal die mikroskopische Beobachtung und wir werden daher zugleich auch auf den erwähnten Umstand unser Augenmerk lenken.

Ich kann zunächst wiederum auch für die von mir beobachteten Desmidiaceenspecies mit Ausnahme der Kettenformen bestätigen, daß sie in Kulturgefäßen sich vornehmlich an der Lichtseite ansammeln. Die Zeit, innerhalb welcher dies geschieht, ist je nach der Bewegungsenergie der betreffenden Species sehr verschieden. Am deutlichsten und besten gelingt der Versuch im allgemeinen mit langgestreckten Formen, wie Pleurotaenium, Tetmemorus, Penium und Closterium; am geringsten fand ich dem entgegen die Bewegungsenergie bei Cosmarium, Micrasterias und Staurastrum-Arten. Doch wechselten die Verhältnisse individuell oft sehr bedeutend.

Schneller als mit ganzen Kulturen kann man sich von einer solchen Lichtwirkung überzeugen, wenn man mit einer Pipette gut bewegliche Algen in einen großen Tropfen Wasser auf den Objektträger bringt und dieses Präparat ohne Deckglas in eine feuchte Kammer legt, welche nur durch einen schmalen Spalt aus ganz bestimmter Richtung Licht empfängt. Pleurotaenium nodulosum, welches sich nach meinen Erfahrungen überhaupt zum Studium der Lichtwirkung am besten eignet, fand ich bei

gutem Material schon nach wenigen Stunden vornehmlich in der lichtwärts liegenden Seite des Tropfens, während die andere Hälfte des letzteren fast frei davon war. Zu einer etwa ausnahmslosen Ansammlung am Lichtrande kam es jedoch nur in sehr wenigen Versuchen, weil die Algen in solchen Präparaten die Bewegung immer zu bald einstellen. Aus demselben Grunde ist bei weniger lebendigen Formen kein dem bloßen Auge sichtbares Resultat zu erwarten. Doch läßt sich bei diesen die Lichtwärtsbewegung in der Weise anschaulich machen, daß man die bei der Bewegung gebildeten Gallertfäden, die ja den Weg des einzelnen Individuums bezeichnen, vorsichtig in der von Klebs angegebenen Weise mit Methylviolett färbt. Ich überzeugte mich so, daß die überwiegende Mehrzahl der Individuen aller rutschenden Species (wieder mit Ausnahme der Kettenformen, von denen ich überhaupt keine fortschreitende Bewegung sehen konnte) immer schon eine Wanderung nach der Lichtquelle hin begonnen hatte, ehe die Bewegung eingestellt worden war. Freilich fanden sich in allen Präparaten auch immer Schleimfäden, welche von der Lichtseite wegführten, doch tritt ihre Anzahl ganz bedeutend zurück.

Die mikroskopische Beobachtung zeigt nun folgendes:

Hat man eine Anzahl gut beweglicher Desmidiaceen in einen grossen Tropfen Wasser auf einen Objektträger ohne Deckglas gebracht und dieses Präparat wenige Minuten ruhig auf dem Arbeitstische liegen lassen, so findet man bei mikroskopischer Untersuchung, bei der wir immer nur auffallendes, kein Spiegellicht benutzen wollen, die Algen in einer oder der andern Weise auf dem Substrate aufgerichtet, so daß das eine Ende dasselbe berührt, während das andere unter einem Winkel von 30—50 und noch mehr Graden davon absteht und sich pendelnd im Wasser bewegt. Diese Erscheinung ist bei allen Formen und mit Ausnahme der Pendelbewegung auch bei den Ketten die gleiche. Die Alge sitzt stets mit einem Ende der längsten Achse, Micrasterias mit einem Ende des sogenannten Mittelfeldes auf, welche Stellen auch zugleich die Orte der für die Bewegung nötigen Schleimabsonderung bezeichnen.

Ohne besondere Vorsichtsmaßregeln wird man im diffusen Tageslichte in der Nähe des Fensters in solchen Präparaten weder eine bestimmte Richtung der Achse der Alge noch der Fortbewegung erkennen können. Blendet man hingegen durch seitliche Schirme das Licht an 3 Seiten ab und läßt nur das vom Fenster her kommende hinzu, so sieht man vor allen andern die Pleurotänien ihr freies Achsenende nach dem Fenster hin wenden, so

daß die Achse selbst anscheinend in Richtung der Strahlen steht; allerdings auch nur bedingtermaßen, da nämlich, wie Klebs richtig bemerkt, die Alge um diese Ruhelage zu pendeln fortfährt. Aus diesem Grunde und aus der Thatsache, daß immer zahlreiche unbewegliche Exemplare sich zugleich neben beweglichen im Gesichtsfelde befinden, ist es zu erklären, daß man nie ein vollkommen harmonisches Bild aus solchen Präparaten heraussieht.

Neben den Pleurotänien zeigte noch Cl. lineatum und juncidum eine sehr unvollkommene Lichteinstellung. Cl. moniliferum bot ein abnormes Verhalten dar, wovon unten im Zusammenhange die Rede sein soll.

Um die Abhängigkeit der Achsenrichtung vom Strahlengange zu beweisen, war es nötig, den Lichteinfall zu ändern. Dies bewerkstelligte ich folgendermaßen: Das Mikroskop wurde in einen dafür gefertigten Kasten aus dickem schwarzen Papier gestellt, an dem sich vorn und an der Seite je ein Fenster befand, welches je nach Bedürfnis geöffnet und geschlossen werden konnte. Dadurch war es mit Hilfe von Spiegeln möglich, abwechselnd zwei senkrecht zu einander stehende Strahlengänge auf die Algen einwirken zu lassen. Pleurotaenium nodulosum und Pl. coronatum konnten mit dieser Vorrichtung leicht in grösserer Anzahl zu Stellungsänderungen veranlaßt werden, wenn bald das eine, bald das andere Fenster des Kastens geöffnet wurde. Immer ging das Bestreben dahin, die freie Spitze nach der Lichtquelle hin zu kehren. Allerdings erlahmten auch diese Algen nach mehrmaliger Einstellung, und es traten dann häufig sehr lange Ruhepausen ein. Auch war die Reaktion bei verschiedenen Exemplaren verschieden schnell vollzogen. Ich sah Individuen, die innerhalb 2 Minuten dem neuen Strahlengange gefolgt waren, während andere mehr als 10 Minuten dazu gebrauchten, noch andere überhaupt nicht reagierten. Von den erwähnten Closterien habe ich überhaupt nur vereinzelt sehr lebendige Individuen sich bezüglich der Einstellung wie die Pleurotänien verhalten sehen.

Die übrigen untersuchten und oben aufgezählten Species ließen bei dieser Versuchsanstellung in der Nähe des Fensters keine bestimmte Beziehung zwischen Achsenrichtung und Lichtrichtung erkennen. Ihre Stellungen und Stellungsänderungen waren selbst bei konstantem Strahlengange sehr verschieden. Es war jedoch die Frage nahegelegt, ob eine Verminderung der Lichtstärke eine Beschleunigung und Vervollkommnung der Reaktion herbeiführen würde. In gewissem Sinne hat sich diese Vermutung bestätigt.

In schwachem Dämmerungslichte am Abend konnte ich nämlich bei seitlicher Lichtabblendung auch von Cosmarium Meneghini und Closterium striatolum vereinzelt eine Einstellung erzielen. Von anderen Formen aber ließ sich auch hier keine Beeinflussung nachweisen, und sie tritt bei ihnen demnach wahrscheinlich erst nach Zeiträumen ein, über welche hinaus die direkte Beobachtung der Natur der Sache nach nicht ausgedehnt werden kann. Daß sie trotzdem existiert, wird erhellen, wenn man die später folgenden Betrachtungen zusammennimmt mit der Thatsache, daß auch diese Formen in Kulturgefäßen, welche lange einseitig beleuchtet sind, an die Lichtseite gehen.

Zu dieser Einstellung der Achse tritt nun in den meisten Fällen sehr bald eine fortschreitende Bewegung der Algen nach dem Lichte hin. Dieselbe läßt sich für die Pleurotänien mikroskopisch sehr leicht verfolgen. Die Algen rutschen in der von Klebs sub Typ. 1 beschriebenen Art, indem sie immer die geschilderte Achseneinstellung möglichst beizubehalten suchen. In derselben Weise bewegen sich die langgestreckten Closterien (lineatum und juncidum). Ich fand im allgemeinen, daß, je unsicherer die Feststellung der Achsenorientierung, um so schwerer auch die Verfolgung der phototaktischen Ortsveränderung war; und das ist, wie wir sehen werden, sehr natürlich.

Es resultiert aus den bisher angeführten Beobachtungen, daß das von Stahl für Closterium moniliferum geschilderte Verhalten gegen schwaches Licht sich auch bei andern Desmidiaceenspecies findet. Denn daß der hervortretende Bewegungsmodus ein anderer war, ändert ja die Sache an sich nicht im geringsten. Es bleiben seine Resultate bestehen: die Alge stellt ihre Achse ein und sucht sich der Lichtquelle zu nähern. Aber die ganze Erscheinung muß anders gedeutet werden, als es von Stahl geschehen ist.

Soweit nämlich meine Beobachtungen reichen, stellt sich bei jeder Fortbewegung auf horizontalem Substrat, wobei man zunächst nur an das Rutschen der Pleurotänien denken möge, eine Desmidiacee stets so, daß das freie Ende der längsten Achse, welche unter bestimmtem Winkel zum Substrate steht, vorangeht, und daß eine durch die Längsachse der Alge senkrecht zum Substrat gelegte Ebene den bei der Bewegung ausgeschiedenen Gallertfaden nach hinten in sich aufnimmt. Diese Achsenrichtung ist demnach Erfordernis für die Bewegung der Desmidiaceen.

Angenommen nun, die Alge suche gleichwie eine Schwärmspore einem schwachen Lichte entgegenzugehen, so muß sie gemäß

ihrer eigentümlichen Bewegungsart und infolge dieses Zusammenhanges zwischen Achsenrichtung und Bewegungsrichtung ihre freie Spitze nach der Lichtquelle hin kehren. Oder andererseits angenommen, die Alge werde infolge eines Lichtreizes veranlaßt, ihre Längsachse in Richtung der Strahlen zu stellen, so wäre ihr, wenn sie unter Beibehaltung dieser Einstellung sich fortbewegen wollte, aus eben demselben Grunde ein ganz bestimmter Weg vorgeschrieben. Es leuchtet demnach ein, daß die bisher in zwei verschiedene Erscheinungen zerlegte Lichtwirkung, soweit sie mit Fortbewegung verbunden ist, nur eine einzige Reaktionsweise repräsentiert und nicht anders aufzufassen ist, als die positiv phototaktische Bewegung einer Schwärmspore und die damit notwendig verbundene Richtung der Längsachse des Organismus in Richtung der Strahlen.

Ob hierbei die Einstellung das Primäre und die Bewegungsrichtung das Sekundäre ist oder umgekehrt, ist a priori schwer zu entscheiden.[1]) Leider wurde ich auf den geschilderten Zusammenhang erst zu einer Zeit aufmerksam, wo die Untersuchungen eigentlich schon abgeschlossen und die Algen nicht mehr in günstiger Vegetation waren. Es fehlen mir deshalb Versuche, welche die aufgeworfene Frage zu entscheiden imstande wären. Doch bin ich leider, trotz dieser empfindlichen Lücke, gegenwärtig aus anderen Gründen genötigt, diese Untersuchungen vorläufig fallen zu lassen, zumal bei der Tücke des Materiales die Zeit bis zur Erlangung eines endgültigen Entscheides nicht absehbar ist. Die Experimente würden durch Messungen zu prüfen haben, ob, wie Stahl annahm und wir bisher bestehen ließen, der Erhebungswinkel der Algen gleich (oder doch annähernd gleich) dem Komplemente des Einfallswinkels des Lichtes ist, und ob mit Anderung des letzteren eine Änderung des ersteren Hand in Hand geht. Die Gleichheit beider würde durch die Art der Bewegung nicht erklärt werden können. Ich glaube aber trotz des Mangels an präcisen Versuchen bei Vergegenwärtigung meiner sonstigen Beobachtungen sicher zu sein, daß eine solche Gleichheit beider Winkel nicht existiert, und daß der Erhebungswinkel der Alge eine unter allen äußern Bedingungen für eine bestimmte Species ziemlich konstante Größe hat, welche der Spezies als Charakteristikum an-

1) Die Analogieschlüsse, welche man bezüglich dieser Frage vielleicht aus der in der Anmerkung pg. 1 citierten Arbeit Wortmanns ableiten könnte, sind aus oben genanntem Grunde außer Acht gelassen worden.

haftet. Ich deute ihn deshalb wie KLEBS als einen „Eigenwinkel“, der aber nicht sowohl durch das Substrat als vielmehr durch die Form des Endes der Alge, auf dem sie rutscht, bedingt ist. Es scheint mir nämlich, daß er immer so gewählt wird, daß beim Fortrutschen der möglichst kleinste Reibungswiderstand geboten ist. Damit harmoniert auch, daß dieser Winkel nur so lange wirklich konstant bleibt, als die Alge rutscht, und daß er während des Kreisens des freien Endes gar oft vergrößert oder verkleinert wird.

Ich erblicke daher die eigentliche Lichtwirkung in dem Wandern nach der Lichtquelle hin und betrachte die Einstellung der Achse als notwendige Vorbedingung. Freilich besteht dagegen der Einwand, daß Achsenorientierung, ohne mit Bewegung verknüpft zu sein, vorkommt.

Doch ist die Fortbewegung der Algen nie eine ununterbrochene, sie wechselt mit oft sehr langen Ruhepausen, während deren wahrscheinlich eine Neubildung des für die Bewegung erforderlichen Schleimmaterials stattfindet. Was ist es nun anderes, wenn die Alge, nachdem sie die freie Spitze nach der Lichtquelle hin gewandt hat, eine Zeitlang in dieser Stellung verharrt, bevor sie zu rutschen beginnt? Ich sehe keinen principiellen Unterschied darin, ob der Ruhepause Rutschbewegung oder kreisende Bewegung, welche zur Einstellung führte, vorherging. Die ganze Bewegungsart der Desmidiaceen ist überhaupt in ihrem stetigen Verlaufe mehr der einer Diatomee als einer Schwärmspore zu vergleichen. Es erklärt sich daraus auch zum Teil, warum bei vielen Species die direkte Beobachtung der Phototaxie so erschwert ist und warum nur einzelne sehr gut bewegliche Species, resp. Individuen (wie bei meinen Versuchen die Pleurotänien, bei STAHL Cl. moniliferum) die direkte mikroskopische Verfolgung gestatten. Bei solchen Formen wird man denn auch immer sehen, daß der Einstellung entweder die Bewegung in dem durch sie gebotenen Sinne folgt, oder daß sie selbst nicht dauernd innegehalten wird.

Ich halte deshalb den besprochenen Einwurf nicht für gewichtig, zumal unsere Deutung eine Schwierigkeit der gegenteiligen Auffassung vermeidet. Es sei nämlich darauf hingewiesen, daß in der die Einstellung veranlassenden Reaktion der Desmidiaceen ein gerader Gegensatz bestände gegenüber dem Verhalten der Chlorophyllkörner höherer Pflanzen. Wie STAHL nachgewiesen hat, bieten die letzteren einem schwachen Lichte die möglichst größte, einem starken die geringste Fläche dar, während die geschilderte

Einstellung der Desmidiaceen bezüglich des Chlorophyllapparates zum gerade entgegengesetzten Resultate führte.

Was nun aber nach dieser Auseinandersetzung des Verhältnisses zwischen Achseneinstellung und Fortbewegung bezüglich des Rutschens gilt, gilt mutatis mutandis auch bezüglich des bei gekrümmten Closterien auftretenden Überschlagens. Auch eine solche Desmidiacee wird, wenn sie sich der Lichtquelle nähern will, die freie Spitze natürlich zunächst nach dieser Seite hin führen müssen. Das erübrigt wohl keiner weiteren Auseinandersetzung.

Ferner erklärt uns unsere Deutung der Einstellung bei schwachem Lichte auch die von Stahl bei starker Beleuchtung geschilderte Querstellung der Alge. Denn angenommen, die Desmidiaceen flöhen ein starkes Licht, so wird dieselbe einfach erfordert sein. Es wäre allerdings auch hier nicht nötig, daß die Achse gerade so über das Substrat erhoben wird, daß die Strahlen sie senkrecht treffen, wie Stahl es, aber wie ich glaube, ebenfalls mit Unrecht annimmt. Der Erhebungswinkel der Alge ist jedenfalls auch hier der durch den möglichst kleinsten Reibungswiderstand bedingte „Eigenwinkel". Doch wir haben ja bisher noch gar keine Versuche im starken Lichte geschildert.

Klebs hat, wie gesagt, bei keiner Desmidiacee ein Fortwandern aus dem direkten Sonnenlichte konstatieren können. Ich kann ihm dagegen versichern, daß im Wassertropfen auf dem Objektträger ohne Deckglas mein Material zum Teil gerade die negative Phototaxie in sehr augenfälliger Weise zeigte. Ich beobachtete auch hier nur bei auffallendem, aber direktem Sonnenlichte unter Abblendung des Spiegels. Auch hier waren es wieder die Pleurotänien, mit welchen das Experiment am besten gelang. Wenn daher Klebs angiebt, daß Pleurotaenium-Arten gerade vorwiegend ein Erheben auf Gallertfäden senkrecht zum Substrat zeigen, so hat er wahrscheinlich die von mir untersuchten Species nicht zur Untersuchung gehabt, oder es liegt das verschiedenartige Verhalten derselben an der verschiedenartigen Güte resp. Behandlung des Kulturmateriales, worauf unten noch einmal hinzuweisen sein wird.

Um gerade die Exaktheit, mit welcher Pleurotaenium nodulosum und coronatum gegen direktes Sonnenlicht reagierten, zu zeigen, seien folgende Protokollnotizen angeführt: „Im direkten Sonnenlichte. Von 9 Exemplaren von Pleurotaenium nodulosum, die im Gesichtsfelde sind, bewegen sich 8 vom Lichte weg, das

neunte ist unbeweglich. Ein Exemplar hat sich dabei in 8 Minuten um etwa seine doppelte Länge fortbewegt. Nach $1^1/_2$ stündiger Beobachtung erscheinen vom Fenster her neue Individuen im Gesichtsfelde, während die alten teilweis darüber hinausgewandert sind.“ Und ferner: „7 Exemplare von Pleurotaenium coronatum stellen sich im direkten Sonnenlichte sämtlich parallel, und zwar so, daß das freie Ende vom Lichte weggekehrt ist, und rutschen in dieser Richtung.“

Was die Fortbewegung selbst betrifft, so konnte ich bei Pleurotaenium nodulosum auch nur eben dasselbe Rutschen mit leichten seitlichen Schwankungen konstatieren, welches diese Form im schwachen Lichte zeigte. Bei Pleurotaenium coronatum gestaltete sich dieselbe jedoch außerdem noch in folgender Weise. Die Algen waren zuweilen dem Substrate nicht fest angeheftet, sondern auf einem Schleimfaden beträchtlich über dasselbe erhoben, wie es Klebs beschreibt. Da sie nun aber ihre freie Spitze behufs negativ phototaktischer Bewegung von der Lichtquelle wegkehrten, so war dadurch bedingt, daß der Gallertfaden, der infolge seiner Länge bald nicht mehr die genügende Tragkraft besaß, nach dieser Seite hin überbrach und daß so ein Entfernen aus der direkten Sonne resultierte.

Bei Pleurotaenium coronatum beobachtete ich öfter, daß zwei Individuen nach Entstehung aus einem Mutterindividuum wie die einer Kettenform vereinigt geblieben waren. Ein solches Doppelindividuum verhielt sich in jeder Hinsicht wie ein einfaches.

Ich habe dieselben Versuche mit den Pleurotänien öfter mit gleichem Erfolge wiederholen können. Durch Färbung des bei der Bewegung gebildeten Gallertfadens konnte ich mich deutlich von dem Wege überzeugen, den jedes einzelne Individuum genommen hatte. Durch vorsichtiges Drehen des Präparates, wobei die Algen im Tropfen übrigens nur selten nachteiligen Schwankungen ausgesetzt sind, konnte ich leicht eine beliebige Anderung der Bewegungsrichtung derselben veranlassen.

Von den anderen untersuchten Desmidiaceenspecies lehnen sich Tetmemorus granulatus und Closterium lineatum in ihrem Verhalten gegen starkes Licht und ihre Bewegungsart an Pleurotaenium nodulosum an, während bei Formen wie Cosmarium, Euastrum und Staurastrum häufig die für Pl. coronatum geschilderte Art der Ortsveränderung hervortritt. Wegen der Geringfügigkeit der Bewegung ist es bei diesen letztgenannten Formen nicht leicht, das Fortwandern vom Lichte zu beobachten. Ich habe sie meist nur

durch vorsichtige Färbung der Gallertfäden sicherstellen können. Um die Stärke derselben zu illustrieren, sei z. B. bemerkt, daß an Präparaten, die ca. 1 Stunde dem direkten Sonnenlichte unter öfterem Neuersatz des Wassers ausgesetzt gewesen waren, Schleimfäden vom Lichte weg von 20—170 μ Länge gemessen wurden.

Dieselbe Art der horizontalen Fortbewegung beobachtete ich ohne Zusammenhang mit dem Lichte auch bei Closterium acerosum, welches sich nach KLEBS auch überschlagen soll.

Ein exceptionelles Verhalten in gewisser Hinsicht zeigte nun den bisherigen Formen gegenüber Closterium moniliferum in der kleinen, aus dem botanischen Garten stammenden Varietät; nicht etwa weil es keine Beeinflussung durch das Licht hätte erkennen lassen, sondern weil es, um mit STRASBURGER zu reden, auf eine außerordentlich geringe Lichtintensität „gestimmt" war. Vorauszuschicken wäre, daß ich entgegen den STAHL'schen Beobachtungen mit einer einzigen zweifelhaften Ausnahme keinen anderen Bewegungsmodus sowohl nach dem Lichte hin als von demselben weg habe konstatieren können als das besprochene Überschlagen. Inbezug auf die Lichtstimmung war nun merkwürdig, daß Closterium moniliferum nicht allein im Sonnenlichte, sondern schon im hellen diffusen Tageslichte negativ phototaktisch war. Erst bei ganz schwacher Beleuchtung konnte ich Bewegung nach der Lichtquelle hin konstatieren.

Die Thatsache gewinnt um so mehr an Bedeutung, als die von mir beobachteten großen Varietäten derselben Species vollkommen indifferent gegen Lichteinfall und -stärke waren. Es ist mir deshalb wahrscheinlich, daß ein guter Teil der Lichtscheue des kleinen Closteriums an der Behandlung des Materiales gelegen hat, welches, wie oben gesagt, immer wenig stark beleuchtet gewesen war, daß also vielleicht ein ähnlicher Einfluß der Geburtsstätte, wie ihn STRASBURGER (l. c.) für Schwärmsporen und neuerdings SERGIUS WINOGRADSKY (Botan. Zeitg. 1887: Über Schwefelbakterien) für Beggiatoen fand, auch für Desmidiaceen gilt. Es würden sich damit vielleicht manche Differenzen in den Beobachtungen von STAHL, KLEBS und mir erklären lassen. Es widerspricht allerdings dieser Annahme zur Erklärung des sonderbaren Verhaltens von Cl. monil. oder läßt sie wenigstens als unzureichend erscheinen, daß das in denselben Kulturen gezogene Closterium acerosum fast gar nicht gegen Licht reagierte. Ich habe im ganzen die Erfahrung gemacht, daß sich Desmidiaceen am besten in schwachem Lichte kultivieren lassen. Von Cl. monilife-

rum habe ich nur entfernt vom Fenster Schleimkegel mit Algen auf der Oberfläche des Schlammes ziehen können.

Wenn von Cl. moniliferum eine außerordentlich große Empfindlichkeit gegen starkes Licht zu beobachten war, so zeigten nachstehende Formen das gerade gegenteilige Verhalten. Bei keiner Lichtstärke fand ich sie negativ phototaktisch. Es sind im ganzen Formen, bei denen auch die positive Lichtwärtsbewegung schwer konstatiert werden konnte; sie sind demnach wahrscheinlich überhaupt wenig lichtempfindlich. Es gehören hierher zunächst die zum Formenkreis des Cl. striatolum zu rechnenden Individuen, welche bei starkem Licht Kreisen des freien Endes oder Rutschbewegungen nach allen Richtungen zeigten. Allerdings waren die Bewegungen im ganzen träge. Dagegen bewies sich das kleine, stark gekrümmte Cl. parvulum als ungemein lebendig. Es überschlug sich z. B. in 5 Minuten 4 mal, aber ohne eine bestimmte Direktion einzuhalten. Endlich sind hierher zu rechnen Micrasterias Rotata und truncata, die bei jeder Beleuchtungsstärke sich senkrecht auf Gallertfäden erheben, wie nach Klebs auch Closterium didymotocum thun soll, von dem mir nur kurze Zeit üppig vegetierendes Material zur Verfügung stand, so daß ich mich selbst nicht zur Genüge von seinem Verhalten habe überzeugen können.

Blicken wir jetzt auf das Verhalten der Algen gegen starkes Licht zurück, so hat sich ergeben, daß eine ganze Reihe von Desmidiaceen bei starker Beleuchtung negativ phototaktisch sind. Stahl hatte angegeben, daß durch dieses Verhalten die Desmidiaceen, auf welche längere Zeit fortdauernde starke Beleuchtung entschieden nachteilig wirkt, wie man in Objektträgerpräparaten oder auch an größeren Gefäßen, in welchen große Erwärmung des Wassers ausgeschlossen ist, sehr leicht beobachten kann, diesem schädlichen Einflusse entgehen, indem sie sich in das Substrat verkriechen. Klebs konnte diese Angabe natürlich nicht bestätigen, da er keine negativ phototaktischen Species vor sich hatte. Ich habe mich von der biologischen Bedeutung, welche das Empfindungsvermögen für starkes Licht hat, dadurch überzeugt, daß ich Kulturen, welche mit Gallertkegeln gegen starke Beleuchtung empfindlicher Desmidiaceen bedeckt waren, in die Sonne stellte. Es verschwand daselbst der grüne Bezug auf der Oberfläche in weniger als 1 Stunde; die Algen verkrochen sich offenbar in den Schlamm, denn daß die Erscheinung nicht eben auf ein Absterben derselben zurückzuführen war, folgt daraus, daß sich bei Entfer-

nung aus der Sonne das vorherige Aussehen der Kultur innerhalb eines halben Tages wiederherstellte. Das Resultat war entsprechend ein anderes bei den oben als nicht reagierend gekennzeichneten Species.

Schwerkraft- und Substratwirkung: Der eben geschilderte Versuch beweist uns zugleich, daß unter dem Einflusse von starkem Lichte ein Wandern der Desmidiac. in Richtung der Schwerkraft stattfinden kann. Daß aber andererseits auch schwache Beleuchtung eine Bewegung nach unten, also entgegen der Schwerkraftwirkung, hervorzurufen imstande ist, beweist folgender Versuch.

Auf der Lichtwand eines kleinen Kulturgefäßes hatten sich Massen von Pleurotaenium nodulosum, Pl. coron., Cl. striatolum, Cosmarium Botrytis und Micrasterias rotata angeheftet. Es wurden nun mit einem Pinsel von dieser Wand sämtliche Desmidiaceen entfernt mit Ausnahme derer, welche auf einem kleinen markierten Flecken saßen. Das die losgelösten Algen enthaltende Wasser wurde weggegossen und durch neues ersetzt. Hierauf wurde das Gefäß so mit undurchsichtigem Papier umhüllt und so aufgestellt, daß nur Licht durch den Boden eindringen konnte. Nach 24 Stunden waren allen anderen voran die Pleurotänien über die untere Marke hinaus dem Lichte entgegengegangen, während die Closterien und Cosmarien erst am 2. Tage eine merkliche Fortbewegung nach unten zeigten. Nach Verlauf von 3 Tagen waren auch die Micrasterien etwas vorgerückt, während die anderen Desmidiac. meist schon den von der untern Marke 2 cm entfernten Boden des Gefäßes erreicht hatten.

Die von Klebs angeregte Frage nach dem Vorhandensein von Geotaxie bei den Desmidiaceen kann ich leider nicht endgültig entscheiden. Die zahlreichen nach dieser Richtung hin angestellten Experimente ergaben ein höchst unsicheres Resultat. Ich habe im Dunkeln nie ein Emporsteigen der Algen an senkrechten Wänden erhalten können. Die Desmidiaceen fielen in der Regel von den Glasplatten, auf denen sie sich festgesetzt hatten, bei dem für reine Resultate erforderlichen Wasserwechsel, wenn nicht gleich, so doch immer herab, ehe ein endgültiges Urtheil gefällt werden konnte. Ich muß es also glücklicheren Experimentatoren überlassen, zu prüfen, ob in dem beobachteten Emporsteigen der Desmidiaceen neben der Lichtwirkung zugleich eine Schwerkraftswirkung zu erblicken ist. Denn daß das Licht überhaupt mitwirkt, leuchtet ja von vornherein ein und wird z. B. auch durch nachstehendes Experiment gezeigt.

Zwei demselben Hauptgefäße entnommene Kulturen von Micrasterias Rotata standen neben einander am Fenster. Die eine war allseitig diffus beleuchtet, die andere erhielt nur Licht von oben. In beiden Gefäßen saßen bei Beginn des Versuches Algen auf den reichlich darin befindlichen Moosstämmchen und -Ästen nach allen Seiten gleichmäßig abstrahlend. Nach Verlauf mehrerer Tage jedoch waren die Schleimfäden der Algen im zweiten Gefäß, soweit sie nach oben, also dem Lichte entgegen gingen, etwa von doppelter Länge wie die im ersten Gefäß und die in anderer Richtung stehenden. Es ist kein anderer Grund für diese Verlängerung einzusehen, als das Bestreben, sich dem Lichte zu nähern.

Freilich ist gerade bei Micrasterias Rota zu bemerken, daß bei ihr vor allem die „Substratwirkung“, wie Klebs sie annimmt, in den Vordergrund tritt und daß diese Form also auch in dieser Hinsicht dem von Klebs untersuchten Clost. didymotocum an die Seite zu stellen ist.

Lediglich durch die Lage des Substrates scheint auch die Aufrichtung, welche man bei den Kettenformen der Desmidiaceen beobachtet, bedingt zu sein. Von diesen Algen habe ich nie eine Bewegung sehen können, wie schon oben bemerkt wurde, und doch scheint die Ansammlung derselben an erhöhten Punkten unbedingt für solche zu sprechen. Ob der Erhebungswinkel deshalb in dem von Klebs oder in dem von mir gegebenen Sinne als „Eigenwinkel“ zu deuten ist, lasse ich dahingestellt. Für alle anderen Desmidiaceenformen, welche ich untersuchte, ist bezüglich ihres Verhaltens gegen das Substrat nichts Besonderes zu bemerken.

Anfügen möchte ich hier noch, daß die Stücke zerfallener Spirogyra- und Zygnemafäden häufig eine ähnliche Aufrichtung über das Substrat zeigten, wie sie die Desmidiaceen erkennen lassen. Wie sie zustande kommt und ob sich an sie vielleicht auch eine Ortsveränderung anschließen kann, weiß ich nicht. Festgehalten werden die aufgerichteten Stücke wie die Desmidiaceen durch minimale Gallertausscheidungen. Schließlich mache ich noch darauf aufmerksam, daß auch die von de Bary beschriebene Eremosphaerea viridis Ortsveränderung, wenngleich außerordentlich langsam, in der bei den Desmidiaceen so allgemein verbreiteten Art und Weise mittelst Gallertfadens zeigen kann. Ich beobachtete in Verbindung mit ihr senkrecht zum Substrat stehende Gallertfäden, die denen der Cosmarien vollkommen gleichen.

Die Bewegung im Allgemeinen: Im Anschluß an die geschilderten Beobachtungen möchte ich mir noch einige Bemerkungen zu den Bewegungsformen der Desmidiaceen erlauben.

Allen gemeinsam ist, wie Klebs zuerst erkannt hat, die Absonderung einer Gallerte während der Ortsveränderung. Letztere ist gleichsam das Bewegungsorgan. Es sind nun alle Desmidien wenigstens an den zwei Enden der längsten Achse fähig, solche Gallerte abzuscheiden, wie ich aus zahlreichen Beobachtungen folgere, die an aus Gallertklümpchen heraushängenden und sich schließlich davon loslösenden Individuen gemacht worden sind. Nun pflegen aber im engsten Zusammenhange mit der Gestalt gerade oder wenig gekrümmte Formen bei der Fortbewegung immer nur an einem Ende die Gallerte auszuscheiden und nur bei Ungleichheiten des Substrates einen Wechsel eintreten zu lassen. Das scheint mir eben durch die Gestalt der Alge bedingt. Wenn eine solche gerade Form sich auf ebenem Substrate überschlagen wollte, würde sie immer erst, um einen Wechsel der Enden zu ermöglichen, mit der ganzen Länge platt aufliegen müssen, und ein Aufrichten aus dieser Stellung wird immer, zumal aber bei Formen mit Gallerthülle, infolge der Anheftung mit Schwierigkeiten verknüpft sein. Solche fallen dagegen hinweg bei den stark gekrümmten Closterienformen, welche deshalb auch vorzüglich das Überschlagen zeigen, welches den Vorteil eines weit geringeren Gallertverbrauches hat. Bei Formen wie Cosmarium, Euastrum, Staurastrum tritt auch bei horizontaler Fortbewegung das Rutschen in Richtung der längsten Achse, als mit der äußern Gestalt am besten zu vereinbaren, hervor. Dasselbe zeigt auch Micrasterias rotata, doch kommt bei ihr noch eine interessante Bewegungsform hinzu. Man sieht nämlich, wie das Rädchen sich auf seinem scharfen Rande zu drehen vermag, soweit, daß selbst das andere Ende des Mittelfeldes den Boden berührt; es rollt also gleichsam. Freilich bleibt dabei die Gallertausscheidung immer auf dasselbe Ende des Mittelfeldes beschränkt, sie schreitet nicht von Zähnchen zu Zähnchen fort. Doch sieht man auch hier einen Zusammenhang zwischen äußerer Gestalt und Bewegungsform. Derselbe scheint mir ausgesprochen genug zu sein, um aus der ersteren auf die letztere direkt schließen zu lassen.

Ich würde nach allen meinen Erfahrungen die Bewegungsarten der Desmidiaceen nicht wie Klebs in vier Typen, sondern in zwei gliedern, nämlich

1) Gallertabscheidung konstant an einem Ende, Typus 1 u. 2 von KLEBS und

2) Gallertabscheidung abwechselnd an beiden Enden der längsten Achse: Typus 3 u. 4 von KLEBS.

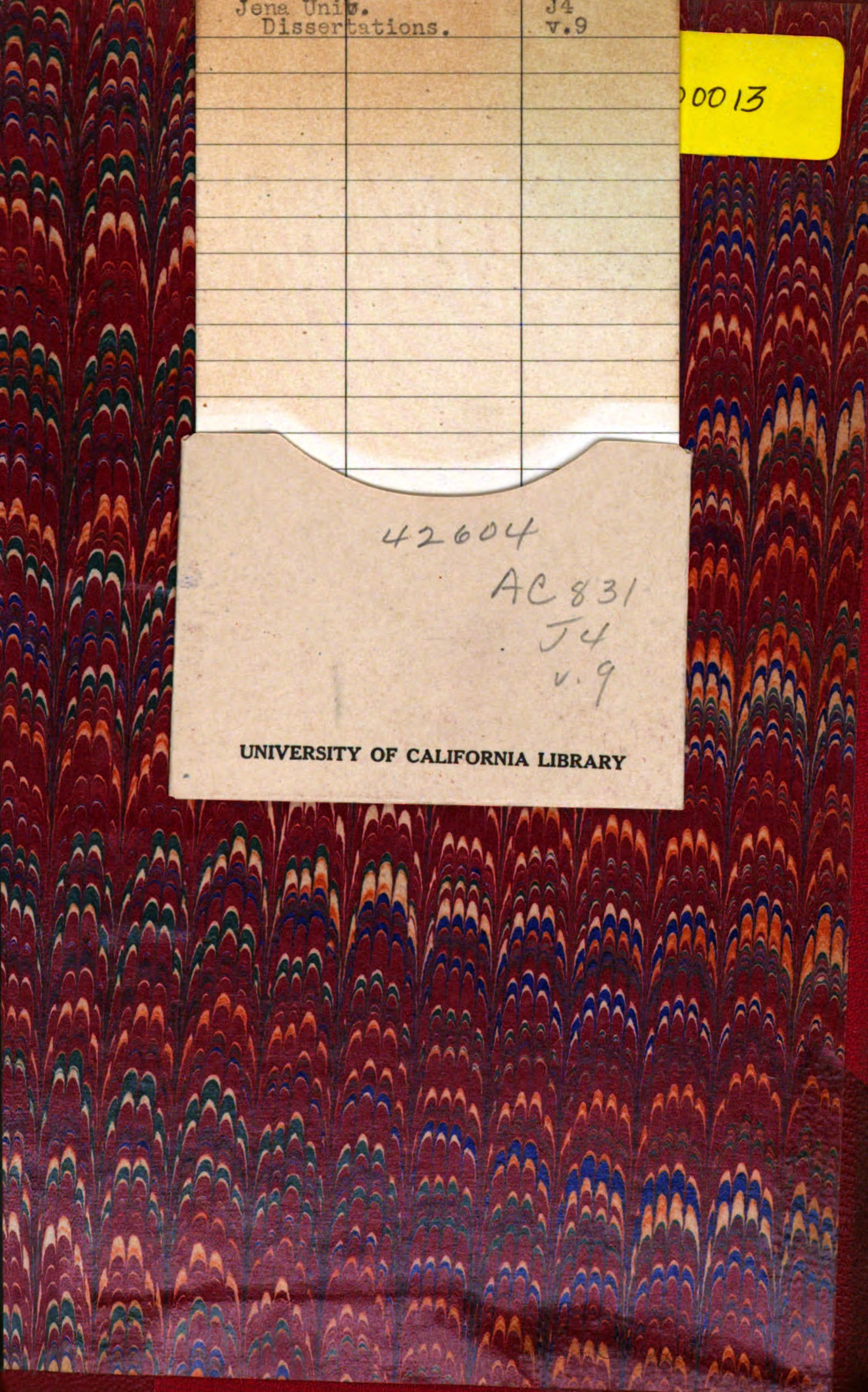
Was KLEBS als Typus 1 u. 2 trennt, ist ganz dieselbe Bewegungsform; der Gallertfaden ist in beiden Fällen vollkommen gleich, nur einmal bei der horizontalen Entfernung vom Licht dem Substrat angeheftet, das andere Mal unter Einfluß der Substratwirkung senkrecht zu demselben erhoben. Typus 3 u. 4 unterscheiden sich deshalb nicht, weil 4 eigentlich nur ein infolge zu geringer Anregung durch äussere Agentien unterbleibendes Überschlagen ist. Es ist dieselbe Bewegungsform wie 3 nur nicht im Dienste einer bestimmten Richtkraft verwandt.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Jena im Jahre 1886 und 1887 angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Leiter dieses Institutes, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. E. STAHL für die Anregung, welche er mir gegeben hat, und für das Interesse, welches er der Anfertigung und Abfassung dieser Arbeit entgegenbrachte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Jena, im Januar 1888.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.





Jena Univ.
Dissertations.
J4
v.9
00013
42604
AC831
J4
v.9
UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY

